

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE
D'UNE ARALIACEAE D'AMÉRIQUE TROPICALE :
DIDYMOPANAX MOROTOTONI

ÉTUDE PARTICULIÈRE DE LA VARIABILITÉ
MORPHOLOGIQUE FOLIAIRE

par Annette HLADIK

SUMMARY : This paper deals with the biology of a neotropical species of Araliaceae : *Didymopanax morototoni* (Aubllet) Decaisne et Planchon, during a stay of 15 months at the Smithsonian Tropical Research Institute in Panama (Canal Zone).

This woody species has a big trunk with few branches and large leaves, and complex inflorescences. This is supposed to be a primitive form according to Corner's theory; but this tree presents some evolutionary characters such as hairs on leaves, leaf surface decreasing in the adult plants, related to their habitat in the second growth forest.

The variability within a population of living plants and their seedlings is studied. Some special aspects of the structure of the inflorescence and the morphology of leaves (especially in the first leaves of seedlings) are considered in comparison with those of some other Araliaceae collected in Panama.

RESUMEN : Se suman aquí datos relativos a la biología de una araliácea : *Didymopanax morototoni* (Aubllet) Decaisne et Planchon, durante 15 meses en Panamá (Smithsonian Tropical Research Institute).

Esta leñosa especie tiene un porte muy simple con pocas ramas, hojas grandes y inflorescencias complejas que representan una forma primitiva (cf. Corner); tiene también caracteres avanzados relativos a su localización en la selva de tipo secundario.

En este estudio se trata de las características estructurales y morfológicas dentro de una población de plantas vivas y de sus plantulas.

Además, comparos esta especie con otras, de la familia de las araliáceas que se encuentran en Panamá.

La présente étude est l'analyse *in situ* d'une *Araliaceae* arborescente *Didymopanax morototoni* (Aubllet) Decaisne et Planchon, faite au cours d'un séjour de 15 mois dans l'île de Barro Colorado¹ à Panama. Nos observations ont été faites dans diverses localités d'étude de la Zone du Canal de Panama, recouverte par la forêt secondaire, plutôt que sur l'île de Barro Colorado où la densité des *Didymopanax* est faible, la végé-

1. Réserve biologique créé en 1920 (Smithsonian Institution).

Les spécimens sont déposés dans les Herbiers de Washington (Smithsonian Institution) et de Paris (Muséum National d'Histoire Naturelle).

tation y étant relativement ancienne, du type dense humide semi-décidu (cf. AUBREVILLE-1965 et MONTOYA-MAQUIN-1966).

Plusieurs déplacements dans l'Est de l'ÉTAT de Panama nous ont permis, en outre, de mieux connaître le *Didymopanax* dans ses variations morphologiques comme dans son écologie et d'étudier comparativement plusieurs autres *Araliaceae* d'altitude.

Le *Didymopanax morototoni* a d'abord été décrit par AUBLET en 1775 sous le nom de *Panax morototoni* en faisant référence à la planche d'illustration intitulée *Panax undulata*; le nom de *Panax undulatum* a été utilisé par HUMBOLT, BONPLAND et KUNTH (1821). En 1796, VAHL décrivait la même espèce sous un autre nom : *Panax chrysophyllum*. AUBLET nous dit que ce sont les indigènes Galibis qui désignent cet arbre sous le nom de « Morototoni » (en Panama, il est nommé « Espave », nom d'origine espagnol, mais il est souvent confondu sous le nom de « Guarumo » avec diverses espèces de *Cecropia* que l'on trouve dans le même habitat).

Le genre *Didymopanax* a été créé par DECAISNE et PLANCHON (1854). Un ouvrage de LINDEN et PLANCHON (1863) faisant suite à leur « *Plantae Colombianæ* », a servi de référence à des botanistes du siècle dernier : BENTHAM et HOOKER (1880), MARCHAL (1878 et 1879), SEEMANN (1868), qui utilisaient alors le nom de *Didymopanax morototoni*.

Des descriptions ont été données par de nombreux auteurs dans divers travaux ou dans les flores locales d'Amérique Tropicale et notamment pour Panama, par L. NELVING (1959) qui reprend le travail de Smith (1944).

..

Rappelons brièvement la physionomie de cet arbre qui impose au regard l'harmonie de ses branches nues à division bipare, couronnées d'un feuillage léger. La silhouette de l'arbre ne ressemble que grossièrement à celle des *Cecropia* qui présentent de profondes différences architecturales (de plus, le limbe de leurs grandes feuilles longuement pétiolées dans les deux cas, a une forme bien différente : lobé plus ou moins profondément chez les *Cecropia*, palmaticomposé chez le *Didymopanax morototoni*).

L'arbre adulte a une taille comprise entre 20 et 25 m (30 m au maximum), taille relativement faible comparée à celles des essences forestières dépassant fréquemment 40 m en forêt dense. Le tronc peut atteindre 80 cm de diamètre à la base. Les branches nues sont peu nombreuses et marquées des cicatrices des pédoncules foliaires qui donnent un aspect strié à l'écorce blanc grisâtre. Les inflorescences sont terminales, bien visibles au-dessus du feuillage : ce sont de grands panicules composés de grappes d'ombelles (Pl. 1).

I. CYCLES BIOLOGIQUES

L'arbre est tout d'abord monocaule : il possède une seule grosse tige atteignant 7 à 8 m et les feuilles poussent et tombent progressivement.

1. Mentionné par MARCHAL (1879), mais non publié.



Pl. 1. — Feuille et inflorescence de *Didymopanax morototoni* (échantillon 550, possédant des ombelles d'ordre 4), réduit au 1/4.

Puis, après chaque floraison terminale, la plante se ramifie par biparité : deux apex apparaissent sous l'inflorescence, la régularité n'étant pas absolue (quelquefois un apex avorte, ou bien très rarement trois rameaux se développent).

Le nombre d'années nécessaire pour que la plante atteigne le stade reproductif est de l'ordre de dix ans. Ensuite, dès l'âge reproductif, le cycle de la plante devient annuel.

La figure 1 montre les cycles foliaire et reproducteur du *Didymopanax morototoni* et la pluviosité en millimètres par mois sur l'île de Barro Colorado. La saison sèche dure de janvier à mars.

Nos premières observations en 1966 datent de la mi-novembre. Toutes les plantes repérées à cette époque sont au stade des jeunes fruits, sauf un arbre de l'île de Barro Colorado situé en bordure de clairière orientée au Nord.

En 1967, nous suivons le développement des inflorescences sur une population importante. Les ébauches d'inflorescences apparaissent en août, mais ne sont bien visibles qu'en septembre; elles sont plus ou moins développées, sans rapport avec la taille de l'arbre (chaque apex ne porte pas nécessairement une inflorescence).

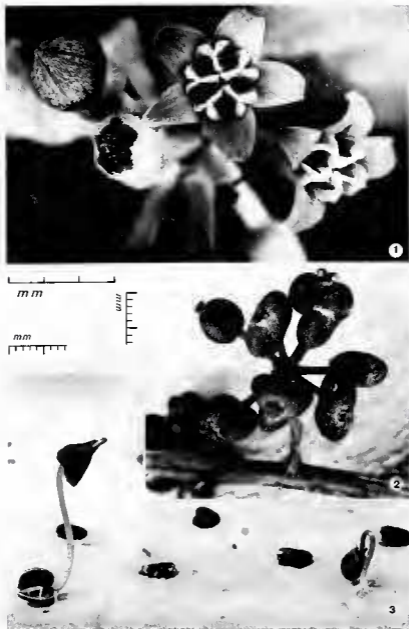
Les premières anthèses apparaissent fin septembre. Sur une inflorescence, nous avons noté l'état des fleurs composant les ombelles (tableau I et cf. pl. 2). Dans une ombelle, les fleurs extérieures s'ouvrent les premières, mais il ne semble pas y avoir de gradient de floraison d'une ombelle à l'autre. La floraison s'étale sur environ un mois.

TABLEAU I. — ÉTATS FLORAUX SIMULTANÉS SUR UNE MÊME INFLORESCENCE

	FLEURS TOMBÉES	PÉTALES ET ÉTANINES TOMBÉS	FLEURS ÉPANOUIES	BOUTONS FLORAUX
1 ^{er} pédoncule II . .	25	67	75	178
2 ^e pédoncule II . .	16	51	65	111
3 ^e pédoncule II . .	4	26	40	67
4 ^e pédoncule II . .	1	32	52	126
Pourcentages	4 %	17 %	22 %	47 %

Vers le 15 novembre tous les arbres sont en fruits, ce que nous avons constaté en 1966 à la même époque. La maturation des fruits est ensuite très progressive, mais ils atteignent rapidement leur taille définitive (pl. 2). En 1967, les premiers fruits mûrs de couleur noire, apparaissent au mois de janvier, commencent à tomber en grande quantité au mois de février et certains arbres portent encore quelques fruits fin mai.

Ainsi, la floraison du *Didymopanax morototoni* a lieu en octobre,



Pl. 2. — *Didymopanax morototoni*: 1, fleurs à divers stades de floraison; 2, fruits; cette ombelle a été choisie pour montrer un fruit à 3 graines, plus rare; 3, germinations en boîte de Pétri, 68 jours après le semis.

au moment des plus fortes pluies de l'année, contrairement à beaucoup d'autres espèces qui habitent les climats tropicaux avec une saison sèche importante (cf. FOURNIER et SALAS, 1966). JANZEN (1967) considère que le mécanisme de floraison et de fructification que l'on observe, en saison sèche au Costa Rica est le résultat d'une sélection pour la reproduction sexuée dont les avantages seraient : la bonne utilisation des agents pollinisateurs pendant la saison sèche ainsi que, en saison des pluies, la meilleure compétitivité végétative. Le *Didymopanax morototoni* qui se situe en dehors de ce maximum quant à sa floraison, serait doué d'un mode de croissance végétative différent et utiliserait d'autres agents pollinisateurs. En fait, les fleurs sont visitées par de nombreux insectes notamment des abeilles *Trigona* et *Mellipona*. Cependant, le mode de fécondation reste inconnu car nos expériences ont été faussées par la présence de fourmis du genre *Crematogaster* qui vraisemblablement sont responsables des perforations toujours constatées dans les sacs à autofécondation. Ces fourmis qui s'abritent dans les gaines des feuilles sous l'inflorescence pourraient d'ailleurs être des agents naturels favorisant l'autofécondation. Mais la présence de fourmis n'est pas générale et ce sont surtout d'autres Hyménoptères (abeilles et guêpes) qui ont été observés sur les arbres en fleurs.

Quant au cycle de foliation, il n'apparaît devenir régulier que chez l'adulte fertile. Des mesures effectuées sur un jeune arbre en bordure de clairière sur l'île de Barro Colorado, montre que le rythme de croissance doit être tout d'abord endogène, indépendant des facteurs climatiques (fig. 2). Par contre, chez l'arbre adulte, toutes les feuilles situées sous les inflorescences terminales tombent régulièrement durant la période de maturité des fruits, de janvier à avril, tandis que les repousses apparaissent au mois de février (fig. 1). La poussée des nouvelles feuilles est très rapide. Elles sont toutes serrées les unes contre les autres formant un bourgeon nu, les premières feuilles protégeant les dernières. La croissance va donc se faire jusqu'au moment des nouvelles inflorescences, puis la plante est au repos sur le plan foliaire. L'existence d'une phase de repos semble très répandue chez les plantes tropicales qui font l'objet d'observations de plus en plus nombreuses. On a observé chez l'Ilévéa une croissance rythmique qui est corrélative de la formation de véritables bourgeons correspondant à la phase de repos de la plante (HALLÉ et MARTIN, 1968).

Parmi les *Araliaceae*, les *Oreopanax* présentent de tels bourgeons protégés par des écailles. En Panama, ce sont des plantes localisées surtout en forêts d'altitude très humides. BORCHERT (1969) a fait récemment une analyse de ces structures chez les *Oreopanax* de Colombie, en les comparant aux bourgeons dormants des arbres caducifoliés des régions tempérées. En pays tropical, il serait difficile de trouver un facteur extérieur qui induirait la dormance, et la physiologie des plantes demande à être étudiée.

Dans le cas du *Didymopanax*, la croissance rythmique est liée à la période reproductrice annuelle dont le déterminisme est probablement un facteur climatique.

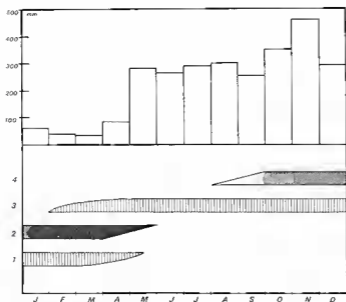


Fig. 1. — Cycles reproducteur et foliaire du *Didymopanax morototoni* (1 : feuilles avant l'inflorescence; 2 : fruits mûrs; 3 : nouvelles feuilles; 4 : inflorescences — fleurs — fruits immatures) et pluviosité (moyennes mensuelles en millimètres depuis 1926 — données de la station de Barro Colorado — repris de N. Snythe-1970).

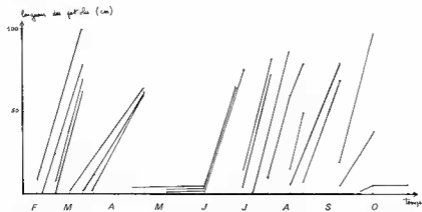


Fig. 2. — Rythmes d'apparition et mensuration des pétioles d'un jeune individu, au cours de 9 mois d'observations.

II. VARIABILITÉ STRUCTURALE DE L'INFLORESCENCE

Les inflorescences sont des panicules composés de grappes d'ombelles d'ordre variable. Dans le tableau II, sont rassemblées toutes les données concernant les inflorescences des échantillons récoltés et la figure 3 schématise les types d'inflorescences. Les échantillons ont été prélevés en sectionnant les branches, car celles-ci, longues et fragiles, ne permettent pas de récolter les inflorescences en place (nous n'avons donc pas analysé toutes les inflorescences d'un arbre, ce qui aurait nécessité de l'abattre).

Les ombelles sont portées par des pédoncules généralement tertiaires (fig. 3 A). Mais sur un échantillon, nous avons observé une inflorescence différemment structurée où les ombelles sont portées par des pédoncules quaternaires (fig. 3 B). Dans le premier cas, on remarque sur certains échantillons la présence d'une fleur solitaire sous l'ombelle et des amorces de ramifications le long du pédoncule tertiaire.

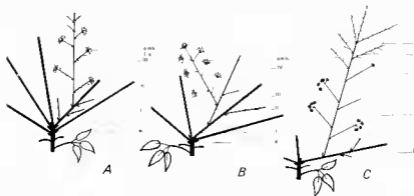


Fig. 3. — Représentation schématique des inflorescences de *Didymopanax morototoni* : A, cas général; les ombelles sont d'ordre 3; les pédoncules tertiaires portent parfois des amorces de ramification et une fleur solitaire sous l'ombelle. — B, cas particulier; les ombelles sont d'ordre 4. — C, échantillon où les premières ombelles sont d'ordre 3, avec ensuite passage progressif à des pédoncules quaternaires qui portent des ombelles de fleurs avortées. — Omb. : ombelle de fleurs; f.s. : fleur solitaire; I : pédoncule primaire; II : pédoncule secondaire; III : pédoncule tertiaire; IV : pédoncule quaternaire; a : axe de l'inflorescence, réduit ou allongé.

La variabilité que nous observons dans le mode d'inflorescence est individuelle et nous pensons que le type d'inflorescence est en cours d'évolution dans l'espèce. Il ne semble pas que l'on puisse expliquer la persistance de formes différentes par des écotypes, car les ombelles d'ordre 4 sont rares et aucun autre caractère morphologique distinctif ne les accompagne. De plus, un de nos échantillons présente une structure intermédiaire intéressante (fig. 3 C) : ombelles d'ordre 4 à l'extrémité apicale de l'inflorescence (avec des fleurs avortées) et ombelles d'ordre 3 (portant de jeunes fruits) sur des pédoncules tertiaires où l'on observe encore des amorces de ramifications quaternaires.

Nous avons examiné quelques spécimens d'herbier à Paris. Très

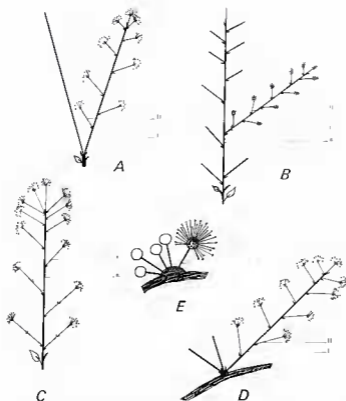


Fig. 4. — Représentation schématique des inflorescences de quelques *Araliaceae*. — A, *Schefflera epiphytica*; B, *Schefflera*, 5 espèces, *Oreopanax*, 4 espèces; C, *Dendropanax arboreus*; D, *Sciadodendron excelsum*; E, *Dendropanax alberti-smithii*.

souvent les inflorescences sont récoltées incomplètes; cependant, nous avons pu vérifier l'existence d'ombelles d'ordre 4, notamment sur des plantes de Cuba où l'on trouve également des ombelles d'ordre 3. Par contre, les échantillons de Guyane Française montrent des ombelles d'ordre 2 sur plusieurs échantillons provenant sans doute d'un même arbre; des amorces de ramifications se distinguent très nettement sur les pédoncules secondaires.

La famille des *Araliaceae* possède des types d'inflorescence très variés et parmi les espèces récoltées en Panama, nous avons observé les structures suivantes :

1) INFLORESCENCES TERMINALES :

— Ombelles d'ordre 2 (fig. 4 A) chez le *Schefflera epiphytica* A. C. Smith. Chez les autres espèces du *Schefflera* les fleurs sont subsessiles ou en capitules (un même individu peut présenter différents stades); l'axe

TABLEAU II. — VARIATIONS STRUCTURALES DES INFLORESCENCES

ÉCHANTILLON n°	AXE FLORAL	PÉDONCULE I		PÉDONCULE II		PÉDONCULE III		PÉDONCULES IV	FLEUR NOMBRE MOY.
		nom- bre	longueur moy. en cm	nom- bre moy.	longueur en cm	nom- bre moy.	longueur en cm		
arbre 14 de 25 m	réduit	9	45	21	9 à 15	20	1 à 2	ébauches et fleur solitaire	16
arbre 37 de 25 m	réduit	7	35	22	8 à 12	17	1 à 2	ébauches et fleur solitaire	15
arbre 241 de 15 m	réduit	5	30	13	13 à 18	21	2 à 3	ébauches et fleur solitaire	15
arbre 225 de 15 m	réduit	3	8	11	4 à 5	13	1	ébauches	(en fruits)
arbre 226 de 30 m	parfois long de 2 cm	3	12	7	4 à 5	12	1	très peu d'ébauches	(en fruits)
arbre 537 de 20 m	long de 2 cm	6 et 10	25	14	7 à 9	20	1	très peu d'ébauches	15
arbre 548 de 15 m	long de 2 cm	7	20	15	6 à 11	20	1	très peu d'ébauches	13
arbre 550 de 30 m	réduit	4	10	7	4 à 7	11	1 à 2,5	9 (5 à 7 mm)	8
arbre 556 de 15 m	réduit	4	20	10	7 à 10	12	2 à 3	voir fig. 5 C	(en fruits)

floral qui est très réduit chez le *Schefflera epiphylica* peut être très allongé chez les autres espèces et porter de très nombreux pédoncules primaires.

— Capitules d'ordre 2 (fig. 4 B) chez tous les *Oreopanax*, invariablement.

— Ombelles d'ordre 1 (fig. 4 C) chez le *Dendropanax arboreus* (L.) Dec. et Planch. L'axe floral est alors bien développé et porte de nombreux pédoncules, mais le nombre total de fleurs est grandement diminué.

2) FERNES CAULIFORMES :

— Ombelles d'ordre 2 (fig. 4 D) chez le *Sciadodendron excelsum* Griseb..

— Ombelles d'ordre 1 (fig. 4 E) chez le *Dendropanax alberti-smithii* Nevl.

Ainsi, parmi ces espèces observées en Panama, les ombelles d'ordre 3 et *a fortiori* celles d'ordre 4 n'existent que chez le *Didymopanax morototoni*. L'évolution de la structure des inflorescences s'est probablement engagée dans plusieurs directions chez les *Araliaceae*, famille déjà ancienne¹ mais tous les faits observés chez le *Didymopanax morototoni* peuvent nous conduire à penser que l'évolution se poursuivrait dans le sens d'une simplification de la structure de l'inflorescence par des avortements successifs.

III. VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE FOLIAIRE

Les feuilles du *Didymopanax morototoni* sont alternes comme celles de presque toutes les espèces de la famille des *Araliaceae*. Leur taille, très grande en général, varie beaucoup au cours de la vie des individus.

Nous donnerons une description de la feuille chez l'arbre adulte, avant d'aborder l'ontogénie foliaire chez la plantule, puis l'étude des variations morphologiques qui suivent.

A. — DESCRIPTION DE LA FEUILLE CHEZ L'ADULTE.

Les feuilles sont palmaticomposées : les folioles s'insèrent à l'apex du pétiole commun (pl. 1) et sont caduques.

1. LE PÉTIOLE. — Le pétiole est long (jusqu'à 1 m). Il est étroitement cylindrique et renflé à la base en une gaine qui embrasse partiellement la tige avec deux stipules bien développés. Il est oblique ascendant, son extrémité se redresse et s'épaissit en une plateforme où sont articulés de façon rayonnante les pétiolules des folioles. Lors de la pleine floraison

1. Les premières feuilles fossiles attribuées à la famille des *Araliaceae* datent du Crétacé; mais les études récentes de paléopalynologie (DOYLE, 1969) montrent que la diversification des Angiospermes était à peine ébauchée au Crétacé supérieur. DULSKÝ et DOUČKA (1970) ont décrit un *Dendropanax* de l'Eocène moyen.

chaque pétiole s'affaisse avant de se détacher de la tige. En Panama, ces pétioles, d'une grande résistance à l'état sec, sont utilisés pour la confection des cages à oiseaux.

2. LES FOLIOLES. — Les feuilles palmaticomposées du *Didymopanax morototoni* ont, en Panama, 9 ou 10 folioles.

Les folioles sont horizontales et radiales, sauf au cours de leur croissance où les pétioles sont ascendants presque verticaux et les folioles tombantes, plées le long de la nervure médiane.

Le limbe est elliptique-oblong, acuminé, ondulé; le bord est sinueux; la nervation est simple, pennée.

Nous avons examiné les stomates par la méthode des répliques sur acétate de cellulose¹ (pl. 4); ils sont généralement du type paracytique.

L'ensemble du limbe a une structure coriace. Il est vert sombre à la face supérieure et brun roux à la face inférieure en raison de la grande densité des poils courts dont l'ensemble forme une couche homogène et veloutée.

B. — ONTOGÉNIE FOLIAIRE CHEZ LA PLANTULE.

Nos observations ont été faites d'une part sur les plantules de *Didymopanax morototoni* croissant dans les différentes localités d'étude que nous visitons régulièrement, d'autre part sur les jeunes plantes que nous avons cultivées sur l'île de Barro Colorado dans une grande cage de culture, installée dans la clairière, près des laboratoires. Ceci nous a permis de suivre de manière plus précise le développement de ces plantules et d'en faire une étude comparative avec celles des espèces suivantes : *Schefflera systyla* (Donn. Sm.) Viguier et *Schefflera actinophylla* Harms (plante ornementale, cultivée en Panama); *Dendropanax arboreus* (L.) Dec. et Planch.; *Dendropanax alberti-smithii* Nevl.; *Sciadodendron excelsum* Griseb.

1. DESCRIPTION DE LA PLANTULE.

Premier stade. — La planche 2 montre la germination de quelques graines en boîte de Pétri, 68 jours après le semis (à la température d'un laboratoire à air conditionné — 22°C). Le tégument s'ouvre en deux pour laisser passer tigelle et radicule. Les deux cotylédons foliacés sortent de la graine, entraînent quelquefois une partie des téguments. Ce type de germination est dit phanérocotylaire selon la définition de J. DUKE (1965)². Les germinations des autres *Araliaceae* observées sont de ce type.

1. La feuille, trempée dans un solvant de la matière plastique (acétone), est ensuite appliquée fortement sur une lamelle d'acétate de cellulose où elle laisse une empreinte détaillée, visible au microscope.

2. A l'opposé, une germination cryptocotylaire correspond au cas où les cotylédons demeurent dans la graine. La graine peut alors rester enfouie dans le sol et c'est l'équivalent d'une germination hypogée, ou bien la graine s'élève au-dessus du sol ce qui est le cas de nombreuses espèces tropicales.

Le délai de germination est grand (40 à 90 jours pour un semis en terre, 30 à 50 jours en boîte de Pétri) et le pourcentage est faible (35 % au maximum). Des germinations ont été obtenues de graines déponillées de leur légument, ou après trempage d'une heure dans une solution d'hypochlorite de sodium, à 3 p. 100, mais sans augmentation significative par rapport aux lots témoins.

Second stade (pl. 3). — Les deux cotylédons sont semblables, rond-ovales à apex émarginé (longs de 15 à 23 mm; larges de 11 à 13 mm). La couleur générale est vert soutenu, avec une tache jaune autour de la découpe de l'apex. Trois nervures très nettes donnent naissance à un réseau diffus. Les plantules des autres espèces que nous avons cultivées ont aussi des cotylédons à trois nervures, « ronds » selon la définition que M. T. CERCEAU (1962) donne pour la lignée « R » des *Umbelliferae*.

L'axe hypocotylé, souvent rougeâtre à rouge foncé, cylindrique, mesure entre 5 et 6 cm. La très jeune plantule de *Didymopanax morototoni* a donc déjà une taille importante, ce qui peut constituer un avantage dans la compétition interspécifique. C'est aussi la plante la plus grande parmi celle des autres espèces que nous avons examinées (cf. pl. 3-1 à 7 où les plantules sont toutes reproduites à la même échelle).

Les premières feuilles sont simples, alternes, bien nettement pétiolées. Le pétiole est souvent rougeâtre, légèrement pubescent. Il est cannelé, creusé au milieu de la face supérieure. Sa base est à peine épaissie et les stipules sont très petits (inférieurs à 1 mm). Sa longueur est supérieure au tiers de celle de la feuille.

Le limbe de la première feuille est pyriforme (long de 4 à 5 cm; large de 2,5 à 3 cm); la base est quelquefois légèrement cordée; l'apex est acuminé. Il est denté irrégulièrement, bordé par de longs poils atteignant 2 mm de long, au nombre de 50 à 60; la face supérieure du limbe est garnie par ce même type de poils dans lesquels se prolongent un fin vaisseau. La plantule présente alors son aspect caractéristique. Aucune des autres espèces examinées ne possède cette pilosité particulière.

Les nervures du limbe sont bien distinctes, saillantes à la face supérieure. Elles apparaissent sur les photos des plantules en place. La planche 4 représente des spécimens d'herbier en projection directe sur papier photographique, ce qui met en évidence la nervation. Sur la première feuille, la nervation est pennée; les nervures secondaires sont au nombre de 8 à 10, régulièrement disposées et formant un angle aigu avec la nervure médiane. Le limbe des feuilles suivantes augmente de surface et s'allonge; le nombre de poils s'accroît proportionnellement et les premières nervures secondaires ont tendance à devenir digitées.

2. SUCCESSION DES FORMES FOLIAIRES.

A un niveau variable suivant les individus, apparaît ensuite une feuille composée de trois folioles; le limbe est encore décurrent le long des pétiolules, mais dans la feuille suivante les pétiolules s'individualisent très nettement. Le nombre de folioles devient ensuite de plus en plus grand.



Pl. 3. — Plantules d'Araliacées. $\times 0,9$: 1, *Schefflera systia*; 2, *Schefflera actinophylla*; 3, *Didymopanax morototoni*; 4, *Sciadodesandron excelsum*; 5, *Dendropanax arbo-reus*; 6, *Dandropanax alberti-smithii*; 7, *Didymopanax morototoni*. — Stades de developpement plus avancés : 8, *Schefflera actinophylla*, $\times 0,1$; 9, *Didymopanax morototoni*, $\times 0,5$.

En moyenne, les trois premières feuilles sont simples. La quatrième, la cinquième, la sixième sont 3-foliées. La septième, la huitième, la neuvième sont 5-foliées. Nous avons obtenu deux dixièmes feuilles 7-foliées au bout de dix mois de culture. Cette moyenne a été obtenue sur les plantules issues de graines récoltées dans la forêt secondaire.

La succession des différentes transformations est très variable. Elle semble être quelquefois sous la dépendance des conditions de culture, mais aussi de facteurs géniques. Des différences ont en effet été observées en fonction des divers lieux de provenance. Sur un lot de graines provenant d'un type de forêt humide (côté Atlantique), les feuilles composées sont apparues moins rapidement : la première feuille 3-foliée est la cinquième ou même la sixième feuille seulement, et des onzièmes feuilles étaient encore 5-foliées.

De la forêt de Barro-Colorado, nous avons peu d'exemples, car nous n'avons obtenu aucune germination (toutes les graines ouvertes étaient sans embryon); sur une plantule dans la forêt nous avons noté la sixième feuille encore 3-foliée.

Par contre, nous avons noté l'apparition précoce de feuilles composées sur des plantules provenant de la zone sèche (côté Pacifique) : la troisième feuille est déjà 3-foliée et même la deuxième feuille chez une plantule de la colline d'Ancon. Aussi, nous serions tentés d'admettre une accélération dans le développement morphologique des feuilles en liaison avec la sécheresse des lieux de récolte des graines.

Or, il est certain que l'apparition des feuilles composées est liée aux conditions externes. Lorsque les plantes se trouvent dans de mauvaises conditions, leur croissance s'arrête pendant un temps relativement long, et nous pouvons voir une feuille 3-foliée succéder à une feuille 5-foliée. Le rythme est, de ce fait, lié à la croissance générale de la plantule et cela pourrait expliquer une certaine sélection de génotypes à développement différent en fonction des conditions externes.

Parmi les autres espèces que nous avons cultivées, les premières feuilles sont également simples (pl. 3); les feuilles adultes restent simples chez les deux *Dendropanax*, tandis qu'elles sont palmaticomposées chez les deux *Schefflera* et palmatitricomposées chez le *Sciadodendron excelsum*. Dans ce dernier cas cependant, la première feuille est fortement dentée et la deuxième feuille est déjà composée, ce qui montrerait une corrélation positive entre la rapidité d'apparition de la feuille composée et le degré de complexité de la feuille adulte.

3. ÉTUDE COMPARÉE DE LA DISPOSITION DES NERVURES.

La planche 4 (*b*, *c* et *d*) montre trois feuilles successives d'une même plantule du *Didymopanax morototoni*. Tandis que la première feuille d'une plantule possède une nervation simple pennée, nous voyons apparaître sur la dernière feuille simple des nervures digitées à la base du limbe; des nervures tertiaires se dessinent très nettement, en disposition pennée



Pl. 4. — Comparaison des limbes foliaires d'une plantule de *Didymopanax morototoni* (projection directe sur papier photographique de feuilles en hercier), $\times 1,25$: a, première feuille; b, cinquième feuille simple; c, sixième feuille 2-foliée (cas exceptionnel); d, septième feuille 3-foliée; e, stomates de la face inférieure d'une feuille d'un individu jeune, $\times 300$ (méthode des repliques sur matière plastique). Prédominance du type paracyclique; les cellules stomatiques sont entourées de deux cellules parallèles.

(pl. 4 b). Le stade 2-foliée (pl. 4 c) est extrêmement rare (1 % environ); sa présence néanmoins illustre bien comment se fait le passage de la feuille simple à la feuille composée : à droite, une foliole s'est détachée du reste du limbe; à gauche, la foliole ne s'est pas individualisée, bien que les futures nervures latérales soient remarquablement nettes. Le stade 5-folié apparaît ensuite à partir des deux folioles latérales et non de la foliole centrale.

En étudiant la nervation des feuilles de plantules des autres espèces de la famille (pl. 3), nous voyons qu'elle varie avec la morphologie de la feuille adulte.

Chez le *Sciadodendron excelsum*, à feuille adulte palmatitricomposée, la première feuille de la plantule possède 5 nervures digitées et la deuxième feuille est déjà 3-foliée; il n'y a pas de stade à nervation simple pennée comme chez la plantule du *Didymopanax*.

Chez le *Schefflera acinophylla*, à feuille adulte palmaticomposée comme celle du *Didymopanax*, la nervation des feuilles de la plantule est pennée sur la première feuille; mais, très vite, elle a tendance à être digitée, avec deux ou trois nervures secondaires dans la partie supérieure du limbe. La disposition des nervures est à peu près comparable chez le *S. systyla*.

Par contre, les deux espèces de *Dendropanax* que nous avons cultivées, qui possèdent des feuilles adultes simples, ont des plantules à nervation différente; elle est simple, pennée et reste telle chez *D. alberti-smithii*, mais chez le *D. arboreus*, seules les deux nervures latérales de la base sont très nettes et la feuille semble trinervée. La période de culture de cette espèce a été trop courte et nous n'avons obtenu que le stade deuxième feuille; mais nous savons que des individus jeunes possèdent des feuilles trilobées, bien nettement trinervées.

Ainsi, la disposition digitée des nervures chez les feuilles des plantules semble être en relation avec la structure composée de la feuille adulte. En fait, en prenant l'exemple du *Didymopanax*, nous pourrions dire que la feuille simple se divise : la nervation a tendance à devenir digitée et l'apparition de foliarisation spéciale comme la feuille 2-foliée (pl. 4 c) montre que la feuille peut se diviser sans qu'il y ait véritablement de folioles. Cependant, nous préférons garder le terme de feuille palmaticomposée, en insistant sur son caractère descriptif, puisque les parties du limbe s'individualisent chez l'adulte pour former des folioles articulées.

L'ontogénie des plantules du *Didymopanax morotoni* nous montre le passage de la feuille simple à la feuille composée. Ceci n'est pas en désaccord avec la phylogénie qui explique l'origine des feuilles adultes simples par la fusion de folioles à la suite de la perte de la potentialité de division de la première feuille simple chez la plantule. Nous pourrions presque parler d'« évolution par néoténie », si l'on considère la genèse de chaque feuille à partir d'une assise génératrice simple. Les plantules

d'autres espèces, par exemple des *Leguminosae*, ont leur première feuille déjà composée. Des études d'embryogénèse seraient alors indispensables pour connaître l'ontogénie foliaire complète.

C. — POLYMORPHISME FOLIAIRE APRÈS LE STADE PLANTULE.

Les feuilles gardent longtemps la même structure tout en étant composées d'un nombre de plus en plus grand de folioles; 11 est le nombre le plus souvent observé sur les jeunes individus stériles. En même temps, la tige se lignifie et la pilosité, liée sans aucun doute à la physiologie de la plante, évolue: tandis que les longs poils de la face supérieure disparaissent, la face inférieure se couvre de petits poils très denses et apparaît tout argentée. A ce stade de développement, la plante qui atteint alors un mètre, s'élève au-dessus de la végétation herbacée et la présence de ces poils serait liée au phénomène d'évaporation. Chez l'adulte, l'importance de la pilosité paraît avoir une raison d'être du fait de la localisation de l'espèce dans une végétation de type ouvert subissant une saison sèche de trois mois.

D'autre part, nous avons observé une variation cyclique dans la morphologie des feuilles au moment de la formation des inflorescences. Les quelques dernières feuilles précédant l'axe floral sont très réduites: la longueur du pétiole devient de plus en plus petite et le nombre de folioles diminue brusquement par avortement.

Un autre type de variation porte sur la surface totale du limbe qui diminue au cours de la vie de l'individu. Nous avons observé, par exemple, deux arbres adultes fertiles croissant côte à côte, d'âge visiblement différent eu égard au diamètre du tronc, à leur hauteur et surtout au nombre de branches en ramification bipare, ce qui est le critère le plus sûr pour l'évaluation de l'âge. L'échantillon 226 a des folioles petites et étroites, l'échantillon 225 a des folioles grandes et larges. La différence est si grande que ces deux arbres peuvent facilement, vus de loin, être pris pour des espèces différentes.

Si cette différence est très nette sur ces deux échantillons, elle serait évidemment moins apparente lorsque nous comparons des individus d'âge moyen, moins différenciés. Nous pouvons retenir que la réduction des surfaces foliaires est liée à l'âge croissant des individus et donc à l'accroissement du nombre des feuilles. En supposant que le même arbre porte un nombre égal de feuilles non réduites, l'évaporation pourrait devenir trop importante. La réduction de surface foliaire, de même que l'abondance de la pilosité à la face inférieure des folioles, peuvent donc être un ajustement immédiat de la plante aux conditions d'évaporation imposées par sa masse croissante.

IV. DISTRIBUTION ET NOTES ÉCOLOGIQUES

Les *Araliaceae* d'Amérique Centrale, arbres ou arbustes épiphytes, sont habituellement localisés dans la forêt humide ou en altitude.

Le *Didymopanax morototoni* se présente comme un arbre caractéristique, peut-être même dominant, de la végétation secondaire qui a envahi la Zone du Canal de Panama. Ainsi près de Gamboa (fig. 5 B), en pleine végétation secondaire, 22 individus adultes ont été dénombrés sur 3 ha. Au contraire, sur la figure 5 A, nous pouvons voir que les arbres sont très espacés le long des chemins qui parcourent le côté Nord-Ouest de l'île de Barro Colorado où la végétation est dense.



Fig. 5. — Répartition des formes adultes de *Didymopanax morototoni* (représentés par des astérisques), le long des chemins parcourus sur l'île de Barro Colorado. La carte à petite échelle montre la position de l'île (A), ainsi que la localisation du terrain prospecté le long de la route de Gamboa (B).

Dans l'État de Panama, le *Didymopanax morototoni* est sporadique le long de la route panaméricaine traversant le pays, et dès que l'on s'enfonce vers l'intérieur montagneux, il disparaît presque complètement (route de El Valle de Anton, route de Boquete). Dans une seule station (Yeguada, 700 m) nous avons observé quelques individus le long d'un torrent, dans une zone où la végétation est très dégradée par suite des cultures sur brulis.

Aucun *Didymopanax* n'a été observé dans la presqu'île de Burica, à la limite du Costa-Rica, ni dans la forêt dense, ni dans les zones dégradées.

Ainsi, l'espèce est très inégalement distribuée, surtout en fonction du type de végétation, d'où l'intérêt d'aborder le problème de la régénération. Les germinations n'apparaissent sous les arbres qu'après les

premières pluies importantes du mois d'avril, donc au moment de la chute des derniers fruits. En forêt secondaire, le sol est alors suffisamment humide et les périodes d'ensoleillement moins intenses.

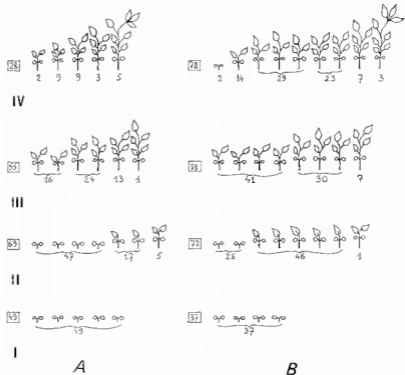


Fig. 6. — Développement comparatif des plantules sur sol brûlé, durant cinq mois. I: 22 mai 1967; II: 6 juillet 1967; III: 6 septembre 1967; IV: 23 octobre 1967. — A: parcelle « a », 25 m²; B: parcelle « b », 10 m².

Sur l'île de Barro Colorado, le nombre de plantules est extrêmement faible et leur développement est très lent, ce qui ne nous a pas permis d'avoir des données quantitatives valables. Nous avons seulement dénombré le long des chemins représentés sur la figure 5 A, 5 plantules et 3 jeunes individus stériles.

Par contre, nous avons cherché à mesurer la densité et la rapidité de développement des plantules dans des lieux où la végétation herbacée est régulièrement brûlée par l'Homme en fin de saison sèche, en particulier le long de la voie ferrée qui traverse l'isthme de Panama. Il s'y crée, par endroits, de véritables « forêts » de *Didymopanax morototoni*, comprenant jusqu'à 50 arbres adultes par hectare.

Nous avons choisi 3 parcelles :

a) parcelle de 25 m², située dans une forêt de ce dernier type : il y a

5 arbres de 15 m, en couverture totale ou partielle, 6 jeunes arbres de 7 à 10 m; la strate herbacée est composée presque uniquement de graminées; la planche 5 montre l'aspect de cette formation végétale le 22 mai 1967;

b) parcelle voisine de 10 m², non incluse dans la forêt avec un seul arbre adulte à proximité; la végétation présente une diversité d'espèces assez grande et le sol est plus humide; le sol, brûlé cette année-là, ne l'est peut-être pas tous les ans;

c) parcelle de 10 m², située sur sol non brûlé de forêt secondaire, avec de nombreuses espèces arborescentes dont un *Didymopanax*.

Sur ces trois parcelles, nous avons dénombré les plantules et suivi leur croissance durant 5 mois (fig. 6).

En forêt secondaire, parcelle c, nous avons observé seulement 3 plantules qui sont restées au stade cotylédons. Cette faible densité est cependant supérieure à celle observée en forêt dense.

Par contre, les deux parcelles a et b sur sol brûlé, se caractérisent par un nombre de plantules extrêmement élevé. La germination se prolonge sur deux mois environ et la vitesse de croissance est équivalente à celle que nous observons dans nos cultures, avec la différence que la première feuille 3-foliée est très tardive (6^e feuille apparue). Le développement semble très régulier dans la parcelle b; et dans la parcelle a il y a une très forte mortalité, ce qui est facilement explicable par la forte poussée compétitive des graminées qui envahissent le sol. Cependant, grâce au nombre très grand de plantules, il subsiste suffisamment d'individus pour assurer le maintien de l'espèce en ces lieux.

Le *Didymopanax morototoni* est la forme arborescente qui est favorisée essentiellement, semble-t-il, parce que les graines résistent au feu; ensuite les germinations tirent profit du maximum de lumière, de la structure du sol, etc...

Pour juger de la régénération de l'espèce, il faudrait aussi connaître le mode de dispersion des graines. S'il est des oiseaux friands des graines, il en est aussi qui ne consomment que la pulpe des fruits car nous avons trouvé dans des fèces des graines entières, qui ont germé. Cependant, nous n'avons aucune observation sur d'autres animaux mangeant les fruits et dispersant les graines.

Pendant 8 mois, par des semis successifs d'un même lot de graines, nous avons pu constater que le pouvoir germinatif était toujours conservé, et nous pensons, sans pouvoir en préciser les limites, que la viabilité des graines du *Didymopanax morototoni* est relativement grande par rapport à celle d'autres espèces tropicales.

CONCLUSION

En observant les *Didymopanax morototoni* d'Amérique Centrale, nous avons jugé de la diversification de l'espèce sur une population restreinte par rapport à l'aire de répartition mondiale qui est la sui-



Pl. 5. — « Forêt » de *Didymopanax morototoni* (près de la voie ferrée, Pedro Miguel à Gamboa, Canal Zone). Au premier plan, les graminées et les arbrisseaux ont été brûlés.

vante : Sud du Mexique, Guatemala, Costa-Rica, Panama, Antilles, Colombie, Venezuela, Guyanes, Brésil, Pérou, Argentine (d'après les spécimens des herbiers de Paris et de Washington).

Néanmoins, nous avons mis en évidence le polymorphisme d'un individu au cours de sa croissance et celui d'une population, ce dernier pouvant traduire certaines des potentialités adaptatives de l'espèce au cours de l'évolution.

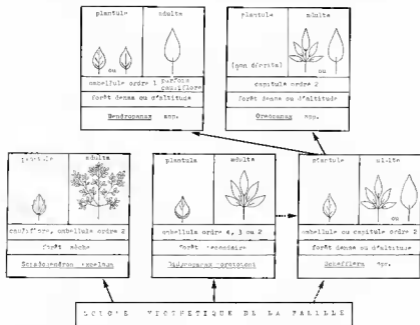


Fig. 7. — Schéma hypothétique des relations phylogénétiques entre quelques *Araliaceae* néotropicales.

Le *Didymopanax morototoni* est dérivé d'une forme monocaule : il possède un gros tronc peu ramifié avec de larges feuilles, des inflorescences complexes (s'opposant à une forme leptocaule, cf. Corner-1964). Mais cette forme primitive s'est adaptée à un type de forêt ouverte (présence du fin duvet de poils à la face inférieure des feuilles; réduction des surfaces foliaires chez l'arbre âgé). L'évolution se poursuivrait actuellement encore et visiblement sur la structure de l'inflorescence.

La comparaison des divers caractères étudiés chez le *Didymopanax morototoni* par rapport à ceux des autres espèces, nous amène à faire un schéma hypothétique sur l'évolution de l'ensemble du groupe (fig. 7). Sont représentées; la première feuille de la plantule, la feuille adulte, le type d'inflorescence, le biotope de ces espèces. Avec si peu de caractères, il serait vain de vouloir présenter ce schéma comme définitif.

Néanmoins, en étudiant la biologie du *Didymopanax morototoni*, nous avons découvert l'intérêt de l'étude dynamique des individus.

REMERCIEMENTS : NOUS TENONS à remercier tout d'abord la Smithsonian Institution, en la personne du Dr. M. H. MOYNIHAN qui nous a accueilli chaleureusement dans son Laboratoire de Biologie Tropicale.

NOUS remercions également toutes les personnes qui nous ont apporté l'aide et les encouragements nécessaires à la rédaction de ce travail, au Muséum National d'Histoire Naturelle, dans les laboratoires d'Écologie Générale et de Phanérogamie, notamment M^{me} M. T. CERCEAU et M. N. HALLÉ.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBLET, F. — Histoire des plantes de la Guyane Française rangées suivant la méthode sexuelle. P. F. Didot. Londres et Paris. 2 : 949 et 4, pl. 360. (1775).
- ACBRIÉVILLE, A. — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. Adansonia, ser. 2, 5 (2) : 153-196 (1965).
- BENTHAM, G. et HOOKER, J. D. — *Genera Plantarum*. Londres. A. Black. *Araliaceae* 4 : 931-947 (1880).
- BORCHERT, R. — Unusual shoot growth pattern in a tropical tree, *Oreopanax* (*Araliaceae*). American Journal of Botany 56 (9) : 1033-1011 (1969).
- CERCEAU LARRIVAL, M. Th. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, ser. nouv., sér. B, Botanique, 14, 160 p. (1962).
- CORNER, E. J. H. — The Durian theory or the origin of the modern tree. Annals of Botany, London, 13 : 367-414 (1949). — Adaptation française de cet article par N. et F. HALLÉ in Adansonia, 1963, 3 (3) : 422-445 et : 156-184 (1963).
- The Durian theory extended. Phytomorphology 3 : 465-476 et 4 : 156-184 (1953-1954).
- The life of plants. London. Weidenfeld and Nicolson. 315 p. (1964).
- CUATRECASAS, J. — Notas a la flora de Colombia. *Araliaceae*. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales 6 (24) : 533-547 (1946).
- DECAISNE, J. et PLANCHON, J. E. — Esquisse d'une monographie des Araliacées. Revue Horticole de Paris, 4, série 3 : 104-109 (1854).
- DILCHER, D. L. et DOLPH, G. E. — Fossil leaves of *Dendropanax* from Eocene sediments of southeastern North America. American Journal of Botany, 57 (2) : 153-160 (1970).
- DOYLE, J. A. — Cretaceous angiosperm pollen of the atlantic coastal plain and its evolutionary significance. Journal of the Arnold Arboretum 50 (1) : 1-35 (1969).
- DUKE, J. A. — Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest in Puerto-Rico. Annals of the Missouri Botanical Garden 52 (3) : 314-350 (1965).
- FOURNIER, L. A. et SALAS, S. — Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque húmedo de Villa Colon. Revista de Biología Tropical 14 : 75-85 (1966).
- HALLÉ, F. et MARTIN, R. — Étude de la croissance rythmique chez l'Hévea (*Hevea brasiliensis* Müll-Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). Adansonia, ser. 2, 8 (4) : 475-504 (1968).
- HUMBOLDT, A., BONPLAND, A. et KUNTH, C. S. — Nova Genera et Species Plantarum. Lutetiae Parisiorum. Paris. 5 : 11 et planche 417 (1821).
- JANZEN, D. H. — Synchronisation of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21 : 620-637 (1967).
- LINDEN, J. et PLANCHON, J. E. — *Plantae Colombianae*. Bruxelles. H. Hayez. première livraison. vol. I. LXXXVIII et 64 p. (1863).
- NEVLING, L. I. — *Araliaceae*. in WOODSON, R. E.; SCHERY, J. R. et Co. — Flora of Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden 7 (1) : 223-242 (1959).
- MARCHAL, E. in MARTIUS, C. F. P. — Flora brasiliensis. R. Oldenbourg. 11 (1) : 240-241 (1878).
- Révision des Hédéracées américaines. Description de 18 espèces nouvelles et d'un genre inédit. Académie Royale de Belgique, ser. 2, 47 : 70-96 (1879).

- MONTROYA MAQUIN, J. M. — El acuerdo de Yangambi (1956) como base para una nomenclatura de tipos de vegetación en el trópico americano. *Turrialba* **16** (2) : 169-180 (1966).
- SEEMANN, B. — Revision of the natural order *Hederaceae*. *Journal of Botany* **6** : 129-142 (1868).
- SMYTHE, N. — Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist* **104** (935) : 25-35 (1970).
- SMITH, A. C. — *Araliaceae*. In *North America Flora*. The New-York Botanical Garden **28**, B. 1 : 3-41 (1944).
- VAILL, M. — *Éclogae Americanae*. *Hauniac.* **1** : 33, pl. 10 (1796).
- VIGUIER, R. — Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Thèse n° 1244, ser. A, n° 524 : 1-209 (1906).

Laboratoire d'Ecologie Générale,
4, Avenue du Petit-Château,
91-BRUNOY.